Thomas Giehrl

SEITENBEVORZUGUNG BEI NORMALEN UND HIRNVERLETZTEN HAMSTERN

1981

Aus dem Institut für Medizinische Psychologie
Vorstand: Prof. Dr. E. Pöppel

SEITENBEVORZUGUNG BEI NORMALEN UND HIRNVERLETZTEN HAMSTERN

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin
an der Ludwig Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Thomas Giehrl
aus
Eilsbrunn

1980

Mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Universität München

Berichterstatter: Prof. Dr. E. Pöppel

Dekan: Prof. Dr. W. Spann

Tag der mündlichen Prüfung: 12. 2. 1981

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

I. Seitenbevorzugung von Goldhamstern im Visual-Cliff-Apparat

Seite

1. Einleitung 1
2. Material und Methode 2
3. Ergebnisse 3
4. Verhaltensbeobachtungen 6
5. Diskussion 7
6. Kontrollversuche 9
7. Diskussion der Kontrollversuche 12
8. Lateralitätsversuch 13
9. Schlußbemerkung 14

II. Änderungen der Seitenbevorzugung nach Hirnverletzungen

1. Einleitung 17
2. Material und Methode 19
3. Operative Eingriffe 24
4. Kombinierte Cortex-Striatum-Läsionen bei erwachsenen Tieren 29
5. Cortexläsionen bei erwachsenen Tieren 32
6. Selektive Striatumläsionen durch Elektrokoagulation 32
7. Selektive Cortexkoagulation mit Hitze 35
8. Kombinierte Cortex-Striatum-Läsion bei jungen Hamstern 37

III. Diskussion 39

IV. Zusammenfassung 46

V. Literaturverzeichnis 48

I. Seitenbevorzugung von Goldhamstern im Visual-Cliff-Apparat

1. Einleitung

Seit Gibson, Tighe und Walk (20) den Visual-Cliff-Apparat entwickelt und zur Testung der Tiefenwahrnehmung eingesetzt haben, konnte mit Hilfe dieses Gerätes die oft lebenswichtige Fähigkeit,Tiefe wahrzunehmen bei vielen Arten nachgewiesen werden. So wurde, z.T. auch unter verschiedenen experimentellen Bedingungen Tiefenwahrnehmung z.B. bei Hühnern (55,17,45), Enten (54), Schildkröten (40,55), Katzen (40,55) und Nagern (20,21,40,42,55,56) gefunden. Da dieses Verhalten schon bei jungen Tieren gefunden wurde, wurden auch menschliche Säuglinge im Visual-Cliff-Apparat untersucht. Dabei zeigte sich, daß auch Säuglinge die Tiefe normalerweise erkennen und meiden (21,55,57). Wie bei anderen Nagern wurde auch bei Hamstern die Fähigkeit,Tiefe zu erkennen untersucht. Routtenberg und Glickman (40) konnten zeigen, daß Hamster im Visual-Cliff-Apparat Tiefe wahrnehmen und zur flachen Seite des Cliffs absteigen. Diese Fähigkeit besitzen sowohl jugendliche als auch erwachsene Tiere, wobei es keinen Einfluß auf ihr Verhalten im Visual-Cliff-Apparat hat, ob die Tiere mit oder ohne Licht aufwachsen (42).

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die oben genannten Ergebnisse über die Tiefenwahrnehmung bei Hamstern zu reproduzieren und die neuronalen Korrelate dieses Verhaltens zu untersuchen. Trotz vieler Variationen der Versuchsbedingungen gelang es nicht, diese Ergebnisse zu wiederholen.

2. Material und Methode

19 männliche und 28 weibliche syrische Goldhamster (Mesocricetus auratus) wurden im Visual-Cliff-Apparat getestet. Bis auf 6 männliche und 6 weibliche Tiere waren alle Hamster adult. Diese 12 Tiere wurden im Alter von 6 Wochen getestet. Sämtliche adulten sowie die Hälfte der subadulten Hamster stammten aus eigener Zucht, während 3 männliche und 3 weibliche Jungtiere von einem Tierhändler beschafft wurden.
Die Versuchstiere wurden einzeln in Plastikboxen gehalten. Wasser und Futter stand ihnen unbegrenzt zur Verfügung. Sie wurden auf einen künstlichen 12-Stundentag eingestellt (10.00^h - 22.00^h dunkel, 22.00^h - 10.00^h hell) (4), um die Versuche bei größter Aktivität der Tiere durchzuführen.
Die Versuche fanden in einem Kellerraum ohne Tageslicht statt, in dem auch die Hamster während der gesamten Versuchsdauer untergebracht waren. Durchgeführt wurden die Versuche in einem Visual-Cliff-Apparat der Firma Lafayette Instrument CO, Lafayette, Indiana. Das Gerät bestand aus Preßspanplatten und hatte die Maße 78 x 78 x 76 cm. Eine Plattform (75 x 10 cm) teilte den Apparat in zwei gleiche Hälften. Sie lag 6 cm über einem durchgehenden Zwischenboden, dessen eine Hälfte um maximal 53 cm abgesenkt werden konnte. Über beiden Hälften des Zwischenbodens lag, wie auf der Plattform auch, eine 3 mm starke Glasplatte, die jedoch nicht abgesenkt werden konnte. Innen war der Apparat mit rot-weißen quadratischen Karos (5 x 5 cm) ausgekleidet.

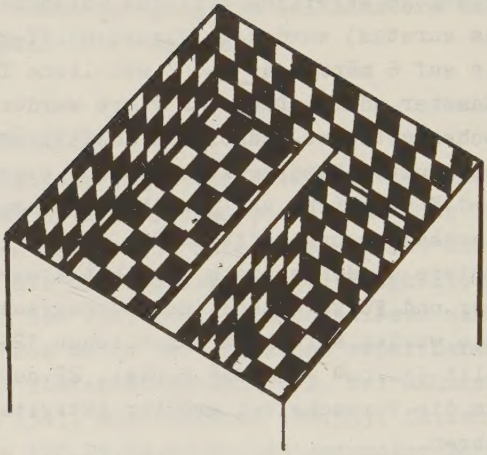

Abb.1: Skizzenzeichnung des verwendeten Visual-Cliff-Apparates

Ausgeleuchtet wurde das Gerät von einer 75 W Glühbirne, die in der Mitte des Gerätes 50 cm über der Plattform hing. Diese Lampe war während der Versuche auch einzige Lichtquelle im Raum.
Über der Lampe hing ein dichtes Gazegitter, das den ganzen Apparat nach oben hin abdeckte. Dadurch war es aus dem Gerät nicht möglich, die Umgebung des Versuchsapparates zu sehen. Von außen war aber der Versuchsablauf gut einsehbar. Um den Visual-Cliff-Apparat wurden gleichmäßig andere Hamster in ihren Käfigen gestellt, um keinen olfaktorischen Graduenten zu haben, da nach Dieterlen (15) und Murphy (32) eine olfaktorische Beeinflussung der Tiere möglich ist.

Die Hamster wurden mit einer runden, ca.15 cm hohen Blechdose vom Käfig auf das Gerät gebracht. Die Dose wurde mit der Öffnung nach unten auf das Mittelbrett gestellt. Erst wenn das Gazegitter wieder um das Gerät gelegt worden war, wurde die Dose entfernt, so daß das Tier von sich aus seinen Lauf beginnen konnte. Die Versuchsdauer betrug maximal 5 min. Stieg das Tier in dieser Zeit nicht von der Plattform, wurde es als "nicht abgestiegen" gewertet. Nach Versuchsende kamen die Tiere sofort wieder in ihre Käfige zurück. Eine Belohnung oder Bestrafung für den Abstieg erhielten die Tiere nicht.
Nach jedem Durchgang aller Tiere wurde das Gerät um 90 Grad gedreht. Bedingt durch die übergestülpte Dose, war die Ausgangsblickrichtung der Hamster durch den Zufall bestimmt. Nach jedem Lauf eines Hamsters wurden die Glasplatten sowie sämtliche anderen vom Tier berührten Teile des Gerätes mit 20%-igem Isopropylalkohol abgewaschen (15), damit dem nachfolgenden Versuchstier keine olfaktorischen Hinweise gegeben waren.

Pro Versuchstag absolvierten die Tiere maximal 4 Läufe, wobei zwischen den einzelnen Läufen die Tiere mindestens 60 - 90 Minuten Pause hatten, um statistisch unabhängige Meßwerte zu erhalten.

3. Ergebnisse

Als Ergebnisse dieses Versuchs konnten drei Verhaltensmöglichkeiten der Hamster erwartet werden:
Einmal, daß die Tiere zur flachen Seite hin von der Plattform absteigen, zum zweiten die tiefe Seite bevorzugen und drittens innerhalb von 5 min nicht von der Plattform absteigen.

Von den 47 Tieren, die am Versuch teilnahmen, wurden in je 8 Durchgängen 376 Läufe absolviert. Dabei stiegen die Tiere 196 mal (52 %) zur tiefen Seite ab, 122 mal (= 32%) bevorzugten sie die flache Seite und bei 58 Läufen (= 15 %) blieben die Hamster auf der Plattform. χ^2-Test : $p < 0.005$.
Während aller Durchgänge gab es kein einziges Tier, das ausschließlich die tiefe oder die flache Seite bevorzugt hätte.

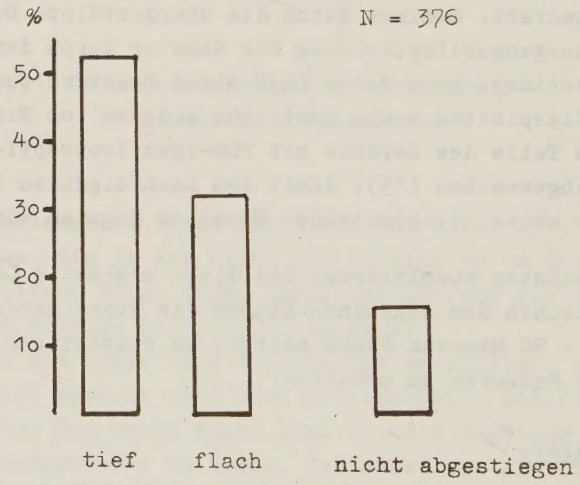

Abb.2 Absteigeverhalten normaler Hamster im Visual-Cliff-Apparat

4. Verhaltensbeobachtungen

Das Verhalten der Tiere beim Absteigen im Visual-Cliff-Apparat war recht stereotyp. Kurz nach dem Start aus der Blechdose liefen die Hamster mehr oder weniger häufig und unterschiedlich schnell auf der ganzen Plattform hin und her, wobei sie sich meist am Plattformrand bewegten. Dabei schnupperten sie immer wieder an der Kante der Plattform, aber auch an den für sie erreichbaren Seitenwänden des Kastens. Nach einigem Laufen schauten die Tiere wechselseitig sowohl zum tiefen als auch zum flachen Brett hin. Unmittelbar vor dem Abstieg liefen sie meist an eine Seitenwand, drehten sich parallel zu dieser, trippelten dort kurz mit den Vorderläufen, so, als ob sie die beste Abstiegsstelle suchten, und stiegen dann ab.(s.Abb.6)
Zwei Tiere zeigten jedoch ein abweichendes Absteigeverhalten. Diese beiden Tiere setzten sich sofort nach dem Start in der Mitte der Plattform hin, schauten rechts und links vom Mittelbrett hinab, drehten sich um 90 Grad, so daß sie wieder parallel zu den Seitenwänden des Gerätes waren, und stiegen ab. Dabei war es ebenfalls unwichtig, ob die Seite, zu der die Hamster abstiegen, tief oder flach war.
Bei den Läufen, bei denen die Tiere nicht abstiegen, ergaben sich keine anderen Verhaltensweisen. Auch diese Tiere liefen auf der Plattform umher, konnten sich aber offensichtlich nicht zu einem Abstieg entschließen. Zwei Tiere blieben auffallend starr in der Mitte der Plattform sitzen, wobei sie am ganzen Körper zitterten. Sie stiegen auch kein einziges Mal ab, so daß alleine 16 der als "nicht abgestiegen" gewerteten 58 Läufe auf diese beiden Tiere entfielen.

5. Diskussion

Die Ergebnisse dieses Versuchs stehen im deutlichen Gegensatz zu den in der Literatur gefundenen Resultaten. So stiegen bei den Versuchen von Routtenberg und Glickman (40) die Hamster zu 100% zur flachen Seite ab, und bei der Untersuchung Schiffmans (42) bevorzugten die Tiere immerhin noch zu 73 - 96% die flache Seite für den Abstieg.

Bei der Suche nach den Ursachen dieser Diskrepanz müssen zunächst methodische Überlegungen angestellt werden. Schiffman verwendete bei seiner Arbeit das gleiche Gerät wie Walk und Gibson (55). Er beschreibt es als "... eine hohle, rechteckige Schachtel aus grauem Holz, 81 x 51 x 24 cm, mit einem durchgehenden Boden aus Glas. Ein gemustertes Material, zusammengestellt aus 6.35 mm weißroten und weißen Karos, war direkt unter einer Hälfte des Glasbodens (flache Seite) eingesetzt. Dieselbe Art des gemusterten Materials, zusammengesetzt aus 19.05 mm Karos, wurde auf den Versuchsraumboden (tiefe Seite) gelegt, um eine gleiche Oberflächenstruktur zu erreichen, auf die das Tier von der Ausgangsposition schaut.

Ein Mittelbrett, 47 cm lang und 9 cm breit, teilte die Glasoberfläche. Die Höhe des Mittelbrettes und der Unterschied von der Glasoberfläche zum Boden (tiefe Seite) variierten als Funktion des Alters der Tiere.

Die 20, 40, 60 Tage alten Tiere wurden mit 5.08 cm, 6.35 cm und 7.62 cm hohen Mittelbrettern getestet, die höchsten waren 15.22 cm, 19.05 cm, 22,86 cm über dem gemusterten Material auf dem Boden.

...

Die Helligkeit kam von 2 x 200 Watt Leuchtstofflampen, die über dem Apparat angebracht waren. Sie

wurden mit diffusem Milchglas und mit weißem Stoff abgedeckt, um Reflektionen auf ein Minimum zu reduzieren. Kleine weißleuchtende Lampen, die an der Außenseite des Apparates befestigt waren, wurden so abgestimmt, daß die Beleuchtung der flachen und tiefen Seite gleich war. Die Beleuchtung war annähernd 6 ftc (42) (S.492).

Im Vergleich zwischen dem eben beschriebenen und dem in diesem Experiment verwendeten Apparat sind nur die Musterung des Gerätes und die Tiefe des Cliffs genügend unterschiedliche Parameter, die auf das Verhalten der Tiere einen Einfluß haben könnten. Doch ist die Tiefe als Faktor, der das Absteigeverhalten der Tiere beeinflußt, wenig relevant, da der Abgrund in diesem Experiment doppelt so hoch war, als im oben zitierten VC-Apparat. Nachdem die Tiere schon bei 23 cm Höhenunterschied die tiefe Seite mieden, muß man erwarten, daß sie dies erst recht bei über 50 cm tun. Somit bleibt als mögliche methodische Ursache der unterschiedlichen Ergebnisse die Musterung des Visual-Cliff-Apparates. Dem Problem der Musterung wurde in einem Kontrollexperiment nachgegangen. Aber auch andere Parameter, wie z.B. die Beleuchtung wurden in Kontrollexperimenten überprüft.
Neben den methodischen Änderungen spielte aber auch die emotionale Lage der Tiere eine gewisse Rolle. Insbesondere muß ein Angstverhalten der Tiere mit in Betracht gezogen werden. Am deutlichsten zeigte sich diese Angstkomponente der Tiere bei den Nicht-Absteigern. Zwar stiegen nur 15% der Tiere nicht ab, doch war die mittlere Aufenthaltsdauer auf dem Gerät mit fast 3.3o min doch recht lang.
Bei den Verhaltensbeobachtungen der Hamster im Visual-Cliff-Apparat, besonders bei den Tieren, die sofort abstiegen, war aufgefallen, daß viele Tiere sich immer nach der selben Seite drehten, bevor sie abstiegen.

Dabei blieb es jedoch anscheinend vollkommen gleichgültig, ob der Abstieg zur flachen oder tiefen Seite erfolgte. Um nun diese Beobachtungen zu überprüfen, wurde ein weiterer Kontrollversuch durchgeführt, bei dem zusätzlich auf das Lateralitätsverhalten der Hamster geachtet wurde. Für diesen Versuch wurde nicht registriert, mit welchem Vorderbein das Tier beim Abstieg zuerst die Glasplatte berührt, also nicht Händigkeit getestet; vielmehr wurde darauf geachtet, nach welcher Seite sich das Tier dreht, bevor es absteigt.

6. Kontrollversuche

Nachdem die Vergleiche der Versuchsbedingungen erbracht hatten, daß nur die Musterung des Visual-Cliff-Apparates sich wesentlich von anderen Geräten unterschied, wurde eine Reihe von Kontrollversuchen durchgeführt, mit dem Ziel, die Ergebnisse der Experimente anzugleichen:

a) Das Karomuster des Apparates wurde von 5 cm auf 1 cm verkleinert, da die großen Karos eventuell für das Hamsterauge aus niedriger Entfernung nicht mehr aufzulösen sind.

b) Unregelmäßige optische Muster, wie z.B. Zeitungen, wurden den Tieren angeboten.

c) Der gesamte Kasten wurde mit beigefarbenem Zellstoff ausgelegt.

d) Das ganze Gerät wurde innen mittelgrau gestrichen.

e) Versuche mit einer Kombination aus grauen Wänden und rot-weißem Boden wurden durchgeführt.

f) Kombination von 5 cm Mustern mit 1 cm Mustern, wobei das 5 cm Muster im tiefen Teil des Cliffs gezeigt wurde, um die Tiefe optisch zu verringern.

g) Kombination von 5 cm und 1 cm Mustern, jedoch 1 cm Muster auf der tiefen Seite.

Neben den Veränderungen des Musters wurden aber noch andere Parameter, die Einfluß auf das Versuchsergebnis haben konnten, getestet.

h) Durch 2 Lampen wurde eine Schattenbildung im Visual-Cliff ausgeschlossen.

i) Mit nur einer Lampe im Gerät wurde die tiefe Seite dunkler gehalten, indem die Lampe über der flachen Seite angebracht wurde.

k) Durch einen analogen Vorgang wurde die flache Seite dunkler.

l) Um Reflektionen der Lampe im Glas auszuschalten, wurde die Öffnung der Lampe mit einem Leinentuch verdeckt.

m) Auch die Glasplatten wurden aus dem Gerät genommen, um zu prüfen, ob die Hamster das Glas wahrnehmen.

n) Durch Umdrehen der Lampe wurde der Kasten indirekt beleuchtet.

o) Auch das Gazegitter wurde bei einem Versuch entfernt, um den Einfluß der Abdeckung zu testen.

Die Versuche wurden unter den gleichen Bedingungen wie der Grundversuch durchgeführt.

Die Ergebnisse dieser Kontrollversuche sind in folgender Tabelle zusammengefaßt.

Versuche	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k	l	m	n	o	$\bar{m}$	s	Gv
Zahl der Tiere	14	15	14	12	12	12	12	26	15	15	15	15	15	15			47
Durch-gänge	8	8	8	4	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4			8
tief (%)	52	51	54	52	64	5o	52	5o	4o	43	52	37	36	48	48.6	7.44	52
flach (%)	31	38	3o	31	22	3o	29	29	28	30	32	32	2o	3o	29.4	4.29	32
nicht (%)	17	11	16	17	14	19	17	21	31	26	17	32	43	22	21.6	8.62	15

Tabelle 1: Ergebnisse der Kontrollversuche am Visual-Cliff-Apparat

7. Diskussion der Kontrollversuche

Die Tabelle zeigt, daß bis auf die Kontrollversuche b, e, i, k, m und n die Resultate der Kontrollen dem Ergebnis des Grundversuches weitgehend entsprechen. Bei den Kontrollen i, k, m fällt auf, daß die Anzahl der Flach-Absteiger dem Durchschnitt entspricht, während die Zahl der Tief-Absteiger stark reduziert ist. Doch sind hier viele der Tiere, die "normalerweise" zur tiefen Seite hin abstiegen, innerhalb der gegebenen Zeit nicht von der Plattform gekommen. Bei diesen Versuchen muß man wahrscheinlich den Faktor Angst für die hohe Nicht-Absteigerrate verantwortlich machen. In noch stärkerem Maße zeigt sich dieses Angstverhalten und damit das Nicht-Absteigen in Versuch n. Bei diesem Versuch waren auch die Flach-Absteiger von dem Angstverhalten betroffen.
Erstaunlich ist, daß in den Versuchen c und d das Absteigverhalten sich kaum gegenüber dem Grundversuch verändert hat. Gibson und Walk fanden bei einer ihrer Arbeiten, daß Ratten nicht vom Cliff heruntersteigen, wenn ihnen sowohl an der tiefen, als auch an der flachen Seite ein gleiches unifarbenes Muster angeboten wird (21). Diese Situation war jedoch in Versuch c und d gegeben. Wie die Ergebnisse zeigen, beeinflußte ein unifarbenes Cliff die Hamster in ihrem Verhalten nicht.

Im Gegensatz zu den vorgenannten Versuchen ist bei den Ergebnissen der Versuche b und e die Zahl der Nicht-Absteiger klein. So gibt es im Versuch b besonders viele Tiere, die zur flachen Seite hin absteigen; dies könnte damit zusammenhängen, daß auf der gegenüberliegenden Wand der tiefen Seite sehr unregelmäßig gegliederte Werbetexte angebracht waren. Die Kombination des Versuchs e beeinflußte die Tiere in ihrem Verhalten derart, daß hier sogar die recht konstante Zahl der Flach-Absteiger zugunsten der Tief-Absteiger verändert ist. Da bei diesem

Versuch schon nach kurzer Zeit ein deutliches Ergebnis abzusehen war, erfolgten nur 3 Durchgänge je Tier. Dies schließt jedoch nicht aus, daß bei einer größeren Anzahl von Versuchsläufen sich das Ergebnis wieder in Richtung des Grundversuchs verändern hätte können. Aber auch bei diesen aus dem Rahmen fallenden Kontrollversuchen stiegen immer noch mehr Tiere zur tiefen als zur flachen Seite hin ab.

Insgesamt zeigen die Kontrollversuche, daß das Absteigeverhalten der Hamster von äußeren Faktoren beeinflußt werden kann, daß sich das prozentuale Verhältnis der Absteiger jedoch nicht zugunsten der flachen Seite verschiebt, also keine bessere Tiefenwahrnehmung im Verhalten der Tiere zu erkennen ist. Vielmehr liegen die meisten Varianten in der Verweildauer der Tiere auf der Plattform bzw. der Zahl der Nicht-Absteiger.

8. Lateralitätsversuch

Bei den beiden Tieren, die während der beschriebenen Versuche nicht auf der Plattform umherliefen, sondern sich nur zur Seite drehten und dann abstiegen, fiel auf, daß sie zum Absteigen immer wieder die gleiche Körperseite benutzten. Dabei schien das einzige Kriterium für ihre Entscheidung zu sein, daß sie über "ihre" Seite absteigen konnten, unabhängig davon, ob sie nun zur tiefen oder flachen Seite das Mittelbrett verließen. Daraufhin wurde auch bei den Tieren, die auf dem Mittelbrett umherliefen darauf geachtet, über welche Körperseite sie abstiegen.

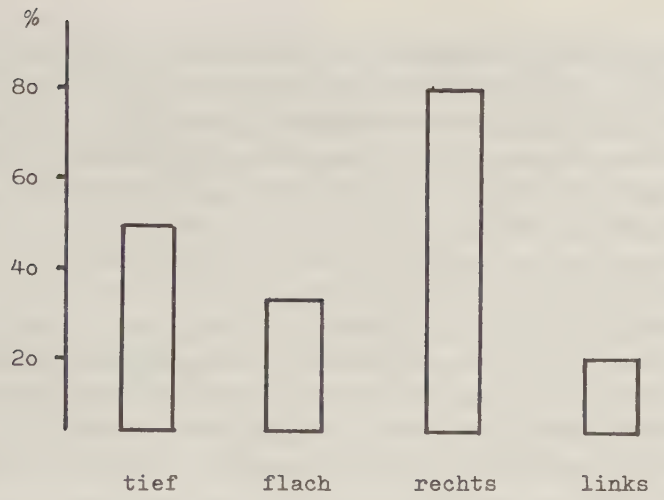

Abb.3: Tief-flach und laterales Absteigeverhalten normaler Hamster im Visual-Cliff

Am Versuch nahmen 15 Tiere teil, von denen jedes 12 Läufe machte. Die Tief-, Flach- und Nicht-Absteiger entsprachen mit 49%, 34%, 16% denen des Grundversuchs. Von 151 Läufen, bei denen die Tiere von der Plattform kamen, stiegen 120 (= 79%) nach rechts und 31 Tiere (= 21%) nach links ab. (Signifikant im χ^2-Test : $p \ll 0.001$)

9. Schlußbemerkung

Die in diesem Experiment gewonnenenen Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß Hamster nur unzureichend die Tiefe wahrnehmen, zumindest aber vor einem Sturz in die Tiefe nicht zurückschrecken. Für eine Erklärung dieses Verhaltens können mehrere Gründe angeführt werden.

Hamster sind nachtaktive Wüstenbewohner, die in Höhlen hausen. Als lebensraumgemäße Höhenunterschiede muß man für den kleinen bodenbewohnenden Hamster z.B. niedrige Äste von Büschen oder Bäumen oder aber größere Steine ansehen. Nachdem jedoch die Tiere in Gefangenschaft z.B. auf Vorhänge klettern und sich aus zwei bis drei Metern Höhe in die Tiefe stürzen (persönliche Berichte), aber auch von Tischkanten oder Regalbrettern ohne zu zögern in die Tiefe springen (19) und diese Stürze ohne Schaden überstehen, dürfte die exakte Tiefenwahrnehmung in der natürlichen Umgebung nur eine untergeordnete Bedeutung haben. Doch ist mir keine Untersuchung über das Tiefenverhalten der Hamster in ihrer natürlichen Umgebung bekannt.
Zum zweiten könnte dieses Verhalten im System des Visual-Cliff-Apparates begründet sein. Denenberg und andere (13) zeigten in einer Arbeit an Ratten, daß das Verhalten der Tiere wesentlich von der Emotionalität der Tiere abhängig ist. Daneben scheint das Verhalten der Tiere im Visual-Cliff-Apparat aber auch von "open-field"-Eigenschaften des Gerätes bestimmt zu sein. So wäre es denkbar, daß der verwendete Visual-Cliff-Apparat durch seine völlig abgeschlossene tiefe Seite den Tieren eine recht große Sicherheit vermittelt hat, was sie dazu veranlaßte, vorwiegend zur tiefen Seite hin abzusteigen.

Dieses Verhalten könnte allerdings auch in den Tieren selbst angelegt sein. Nachdem eine Vielzahl von Modifikationen des Versuchsaufbaus als exogene Reizvariablen keine anderen Verhaltensweisen der Tiere erkennen lassen, ist es naheliegend, dieses Verhalten der Hamster im Visual-Cliff-Apparat vorwiegend endogen gesteuert zu betrachten. Dafür spricht auch, daß die tiefe Seite des Cliffs, bei sonst weitgehender Reizlosigkeit des Geräts, keinen aus-

reichend großen aversiven Reiz darstellt, der verhindert, daß die Tiere ihrer inneren Richtung folgen; dies zeigt sich besonders deutlich im Lateralitätsversuch. Werden nämlich die Ergebnisse dieses Versuchs nach rechts Tief-, links Flach- bzw. nach links Tief-, rechts Flachabsteigern aufgegliedert, so zeigt sich, daß die Tiere die rechte tiefe Seite gegenüber der linken flachen Seite deutlich bevorzugen, dagegen mehr Tiere nach rechts flach als nach links tief absteigen. Insgesamt läßt sich aus dieser Aufspaltung erkennen, daß die Bewegung nach rechts über die Folgen des Absturzes dominieren. Ob das von den Tieren gezeigte Verhalten tatsächlich endogen gesteuert wird, kann nur durch ein Experiment nachgewiesen werden, in dem versucht wird, durch operative Eingriffe das Lateralitätsverhalten der Tiere zu beeinflussen.

II. Änderungen der Seitenbevorzugung nach Hirnverletzungen

1. Einleitung

Lange Zeit war Lateralität nur beim Menschen bekannt. Dabei verstand man zunächst unter Lateralität nur, daß der Mensch zu bestimmten Tätigkeiten wie z.B. Schreiben, bevorzugt eine Hand bzw. einen Fuß benutzt. Erst später wurden eine ganze Reihe von Funktionen, wie z.B. das Sprechen, das Niederschreiben von Gedanken oder das Erkennen des Gesprochenen als in vorwiegend einer Hirnhemisphäre lokalisiert erkannt und mit Lateralität beschrieben (37).

Auch in Untersuchungen an Tieren konnte Lateralität festgestellt werden. Doch war bei Tieren Lateralität meist identisch mit Händigkeit. So zeigten Affen in ihrem Verhalten ebenfalls eine Bevorzugung einer Hand bzw. eines Fußes (6,27). Aber auch bei Nichtprimaten fand man Lateralität. Insbesonders Ratten wurden auf Händigkeit in Form einer Pfotenpräferenz untersucht (38, 49, 60). Mäuse benutzen ebenfalls zum Drücken des Tastenapparates bevorzugt eine Pfote (8, 9). Selbst bei Nichtsäugern konnte man eine Seitenbevorzugung feststellen. Bei Fröschen war es Dill (16) möglich, nachzuweisen, daß sie beim Beutefang immer in einem bestimmten horizontalen Winkel von ihrem Sitzplatz absprangen.

Die Untersuchungen der Lateralität bei Tieren erstreckte sich jedoch nicht nur auf Verhaltensbeobachtungen. Es wurde auch versucht, für dieses Verhalten cerebrale Strukturen zu finden. Peterson (39) entdeckte cerebrale Mechanismen, die die Pfotenpräferenz bei Ratten steuern. Bei seinen Untersuchungen ergab sich, daß die bevorzugte Benutzung einer Pfote nach Abtragung des kontralateralen frontalen Cortex nicht mehr auftrat.

Im vorangegangenen Versuch zeigten auch syrische Goldhamster in ihrem Absteigeverhalten im Visual-Cliff-

Apparat eine Bevorzugung der rechten Körperseite. Da diese Bevorzugung nicht durch Änderungen des Versuchsaufbaus beeinflußbar war, muß angenommen werden, daß diese Lateralität endogen bestimmt wird. Um nun diese Annahme zu bestätigen, sollte versucht werden, mit operativen Eingriffen eine Änderung dieses Verhaltens herbeizuführen.

Aus den physiologischen Gegebenheiten waren am ehesten Effekte zu erwarten, wenn die motorischen Zentren im Gehirn verändert wurden. Dafür kamen zunächst zwei cerebrale Strukturen in Frage. Die eine war der motorische Cortex als Ursprungsgebiet des Pyramidenbahnsystems und damit Leitstelle der Willkürmotorik. Die zweite Struktur waren die Basalganglien als wichtige Schaltstation der extrapyramidalen Motorik. Unter ihnen versprach das Striatum am ehesten Erfolg, da es bei einigen Tierarten, wie z.B. Vögeln und Reptilien, aber auch bei kleineren Säugern noch wichtige motorische Funktionen übernimmt, die erst in der späteren Entwicklung auf den Cortex übergehen (18, 14). Zudem bestehen zwischen Cortex und Striatum enge funktionelle Beziehungen (5, 58).
Wie allgemein bekannt, laufen sämtliche efferenten Bahnen im Hirnstamm über Kreuz auf die kontralaterale Körperseite. Sollten nun Effekte, die nach einer Operation auftreten, mit einiger Sicherheit auf diesen Eingriff zurückgeführt werden, mußten die Läsionen bei rechtsorientierten Tieren in der linken Hemisphäre gesetzt werden. Nach Durchführung der Läsionen konnte sich das Verhalten der Tiere auf dreierlei Art ändern:

1. Die Seitenbevorzugung der Hamster läßt sich durch eine operative Manipulation nicht beeinflussen, d.h. die Tiere steigen weiter bevorzugt nach rechts ab.
2. Die Lateralität verschwindet vollständig, d.h. die Tiere steigen zufallsverteilt 50 : 50 rechts - links ab.
3. Durch eine Operation kann die Lateralitätspräferenz verändert werden.

In dieser Arbeit wird das Lateralitätsverhalten der Hamster nach verschiedenen operativen Eingriffen in einem Seiten-Entscheidungsapparat untersucht. Dazu werden Läsionen im Cortex und/oder im Nucleus caudatus (Striatum) gesetzt. Es wird gezeigt werden, daß nur Läsionen des Striatum eine Verhaltensänderung der Tiere hervorrufen.

2. Material und Methode

An den Versuchen nahmen insgesamt 53 syrische Goldhamster (Mesocricetus auratus) teil. Getestet wurden 22 männliche und 31 weibliche Hamster. 10 männliche und 15 weibliche Tiere wurden im Alter von 6 Wochen getestet, die übrigen Tiere waren adult. Außer 3 männlichen und 3 weiblichen Junghamstern, die von einem Tierhändler beschafft wurden, stammten alle Tiere aus eigener Zucht. Die Versuchstiere wurden einzeln in Plastikboxen gehalten. Wasser und Futter stand ihnen unbegrenzt zur Verfügung. Die Hamster waren wieder auf einen künstlichen 12 Stundentag eingestellt (10.00 - 22.00^h dunkel, 22.00 - 10.00^h hell)(4).

Versuchsaufbau und Kontrollversuche

Die Versuche wurden in einem Seitigkeitstestapparat (STA), der auf der Basis des in Experiment 1 verwendeten Visual-Cliff-Apparats gebaut wurde, durchgeführt. Die Maße des Gerätes betrugen: 78 cm lang, 78 cm breit und 20 cm hoch. Eine Plattform (75 cm x 10 cm), die 6 cm über dem Boden lag, teilte diesen in zwei gleich große Hälften. Innen war der Apparat mit rot-weißen quadratischen Karos mit 5 cm Seitenlänge ausgekleidet.

Die Versuche fanden in einem Kellerraum ohne Tageslicht statt, in dem auch die Hamster während der Versuchsdauer untergebracht waren. Das Gerät wurde von einer 75 W Glühbirne ausgeleuchtet, die 50 cm über der Plattform aufgehängt war und bei den Versuchen die einzige Lichtquelle im Versuchsraum bildete. Am Lampenschirm hing ein dichtes Gazegitter, das während der Versuche das Gerät abdeckte.

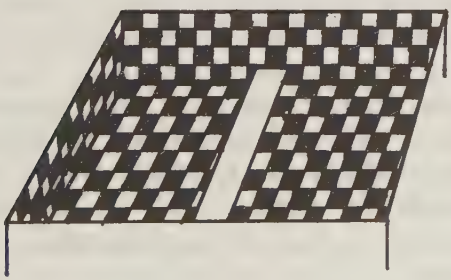

Abb.4: Seitenansicht des Seitigkeitstestapparates

Die Hamster wurden mit einer Blechdose vom Käfig auf das Gerät gebracht. Nachdem der Apparat mit dem Gazegitter abgedeckt war, wurde die Dose zur Seite gelegt, worauf die Tiere von sich aus loslaufen konnten. Die Versuchsdauer betrug 5 min.. Stieg das Tier in dieser Zeit nicht von der Plattform ab, wurde es als "nicht abgestiegen" gewertet. Die Tiere kamen nach jedem Versuch sofort in ihren Käfig zurück.
Durch die übergestülpte Dose war die Blickrichtung der Tiere durch den Zufall bestimmt. Nach jedem Lauf eines Hamsters wurden sämtliche vom Tier berührten Teile des STA mit 20%-igem Isopropylalkohol gründlich abgewaschen, um dem nachfolgenden Tier keine olfaktorischen Hinweise zu geben (15, 32).
Pro Versuchstag absolvierten die Tiere maximal 4 Läufe, wobei die Hamster zwischen den Läufen mindestens 60 - 90 Min. Pause hatten, damit eine statistische Unabhängigkeit der Ergebnisse gewährleistet war.
Zur Überprüfung der Verwendbarkeit des STA und zur Bestätigung der in Teil I erhaltenen Ergebnisse des Lateralitätsversuchs wurden Kontrollversuche durchgeführt.
In drei Versuchsreihen wurden 10 (10) männliche und 18 (16) weibliche erwachsene Hamster, sowie 6 männliche und 6 weibliche 6 Wochen alte Junghamster auf ihr Rechts-Links-Absteigeverhalten hin untersucht. Jedes Tier hatte pro Versuchsreihe 12 Läufe. Bei einem Versuch mit erwachsenen Tieren war der STA wie beschrieben, beim zweiten Versuch mit erwachsenen Hamstern war der gesamte Apparat mittelgrau gestrichen. Die Jungtiere wurden in dem beschriebenen Gerät getestet. Als Abstieg nach rechts (links) wurde dabei gewertet, wenn das Tier die letzte deutliche Richtungsänderung vor dem Abstieg nach rechts bzw. nach links ausführte.

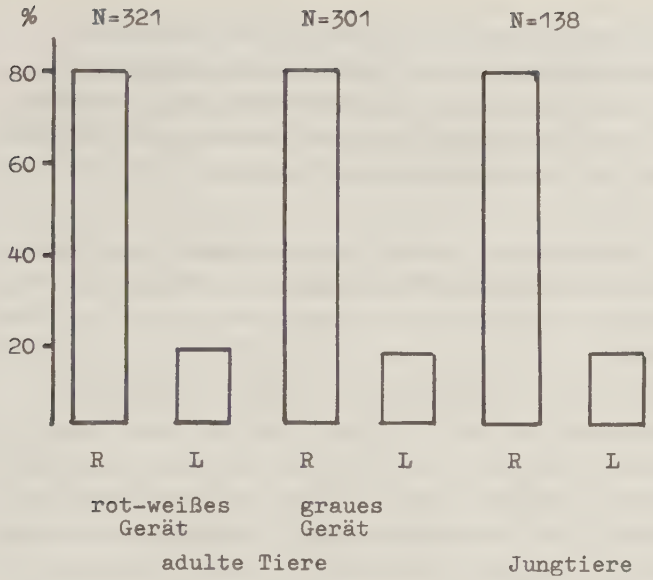

Abb.5: Lateralitätsverhalten im Seitigkeits-testapparat (R = rechts, L = links)

Von den 321 Abstiegen des ersten Versuchs entfielen 253 Abstiege (= 79%) nach rechts und 68 Abstiege (= 21%) nach links. 15 mal stiegen die Tiere innerhalb von 5 min. nicht ab. (Signifikant im χ^2-Test $p \ll 0.001$)

Bei 301 Abstiegen des zweiten Versuches machten die Tiere 241 mal die letzte Drehbewegung nach rechts (= 80%), 60 mal (= 20%) stiegen sie über die linke Körperseite ab. 11 mal blieben die Tiere auf der Plattform. ($p \ll 0.001$)
Von den 138 Abstiegen der Jungtiere erfolgten 110 (= 80%) nach der rechten und 28 (= 20%) nach der linken Seite. 6 mal stiegen die Tiere nicht ab. ($p \ll 0.001$)

Die Tiere verhielten sich ähnlich, wie im Visual-Cliff-Versuch beschrieben wurde. Nach einigem Laufen auf der Plattform liefen sie meist an eine Seitenwand, drehten sich unmittelbar vor dem Abstieg parallel zu dieser und stiegen dann vom Mittelbrett ab. (siehe Abb.6)

Während der Versuche konnte keine systematische Bevorzugung einer Seite des STA beobachtet werden, d.h. die Tiere stiegen zufallsverteilt zu beiden Seiten des Gerätes ab.

Die Ergebnisse dieses Versuches zeigen, daß Hamster beim Absteigen von der Plattform des STA eine ausgeprägte Präferenz zur rechten Seite hin aufweisen. Damit bestätigte sich das in Teil I unter anderen Versuchsbedingungen erhaltene Ergebnis des Lateralitätsversuchs. Wie schon im Visual-Cliff-Apparat änderte sich das Verhalten der Tiere bei Änderungen des Versuchsaufbaus auch im STA nicht.

Der hier verwendete STA hat gegenüber dem funktionell ähnlichen Visual-Cliff-Apparat einen wesentlichen im System liegenden Vorteil: Bietet die tiefe Seite des Cliffs den Tieren einen ständigen zusätzlichen Reiz gegenüber der flachen Seite, haben die Hamster im STA von beiden Seiten nur einen Reiz zu verarbeiten. Damit wird ihre Entscheidung für eine Seite für den Beobachter objektivierbarer.

3. Operative Eingriffe

Im Verlauf der Experimente wurden drei operative Eingriffe vorgenommen, nämlich eine Hitzekoagulation des Cortex bei Jungtieren, Absaugläsionen des Cortex und des Striatums bei jungen und adulten Hamstern, sowie eine selektive Elektrokoagulation des Striatums bei

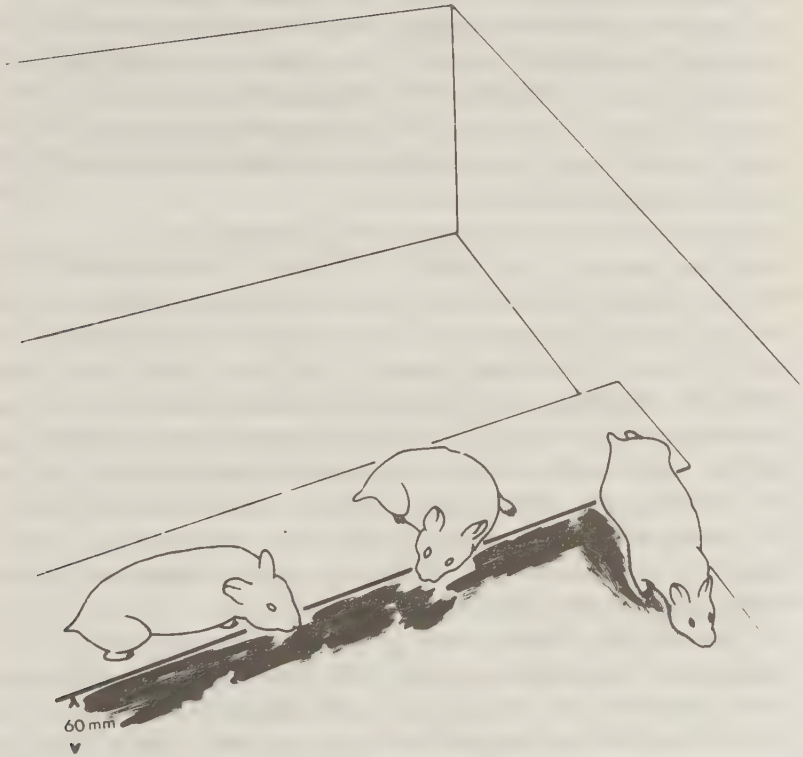

Abb.6: Schematische Darstellung des Absteigeverhaltens der Hamster im Seitigkeitstestapparat
(Vgl. S. 24)

erwachsenen Tieren.
Die Operationen wurden bei vollständiger Anästhesie der Versuchstiere vorgenommen. Dazu wurden die Jungtiere mit Äthyläther betäubt, die erwachsenen Hamster mit Pentobarbital (Nembutal^{R}) in einer Dosierung von 8 mg/100 g Körpergewicht, das intraperitoneal appliziert wurde. Sämtliche Operationen wurden unter einem Operationsmikroskop durchgeführt.
Zum Setzen der Läsionen wurden den Junghamstern im Alter von maximal vier Tagen die Kopfhaut durch einen Medianschnitt eröffnet, der linke Teil der Kopfhaut von der Kalotte abpräpariert und so zur Seite gelegt, daß er nicht eintrocknen konnte. Nach den Eingriffen wurde die Kopfhaut wieder zurückgeschoben und mit Gewebekleber (Histoacryl^{R} Braun/Melsungen) zusammengeheftet. Anschließend kamen die Tiere wieder in ihr Nest zurück. Die Wundheilung verlief komplikationslos. Die postoperative Entwicklung der Tiere war weitgehend unauffällig. Sechs Wochen nach der Operation wurden die Hamster getestet.
Bei den adulten Tieren wurde nach sorgfältiger Freilegung der Schädelkalotte mit Hilfe eines Bohrers ein Loch paramedial in die linke Schädelkalotte gebohrt. Dieses Loch war zwischen 1 mm und 3 mm groß. Waren die Läsionen ausgedehnter, wurde der entstandene Hohlraum im Gehirn mit etwas Gelatineschwamm ausgefüllt. Nach dem Eingriff wurden die Wundränder wieder adaptiert und mit atraumatischem Nahtmaterial genäht. Die Wundheilung verlief ohne Komplikationen. Die Testung der Tiere erfolgte frühestens drei Tage nach der Operation.

Hitzekoagulation des Cortex

Bei 4 männlichen und 4 weiblichen Junghamstern aus drei verschiedenen Würfen wurde bis zum vierten Lebens-

tag eine Cortexkoagulation durch Hitze durchgeführt. Die Läsion wurde mit einem Nagel, dessen Kopf einen Durchmesser von 2 mm hatte, gesetzt. Dazu wurde der Kopf des Nagels 5 - 7 sec an der Luft abgekühlt und 3 sec auf die freipräparierte uneröffnete linke Schädelkalotte des Tieres gesetzt (43). Die Läsionsstelle lag etwa 2 mm kranial des Bregma und etwa 1 mm paramedial.

Kombinierte Cortex-Striatum-Läsion

Kombinierte Cortex-Striatum-Läsionen wurden sowohl an erwachsenen als auch an jungen Hamstern durchgeführt.
Bei 5 männlichen und weiblichen Hamstern im Alter von vier Tagen wurde mit einer Saugpipette das linke Striatum und der darüber liegende Cortexbereich entfernt. Zu diesem Eingriff wurde nach sorgfältigem Abpräparieren der linken Kopfhaut die noch weiche Schädelkalotte zwischen linkem Auge und Bregma vorsichtig mit einer Injektionsnadel abgehoben, so daß der dar unter liegende Cortex freigelegt war. Die Läsion wurde mit einer fein ausgezogenen und an eine Wasserstrahlpumpe angeschlossenen Glassaugpipette gesetzt. Nachdem die Gehirnteile abgesaugt worden waren, wurde das abgehobene Kalottenstück wieder reponiert und die Wunde verschlossen.
Eine analoge Operation wurde bei fünf erwachsenen Tieren ausgeführt. Bei diesem Eingriff konnte die Schädelkalotte nach üblicher Narkotisierung der Tiere mit Hilfe eines Bohrers eröffnet werden. Dieses Loch mit einem Durchmesser von ca. 2 mm wurde nach einem stereotaktischem Atlas (46) 5 mm kranial des Bregma und 1.5 mm paramedial in die linke Schädelkalotte gebohrt. Anschließend wurde es mit einer Knochenzange auf eine Größe von ca. 6 x 4 mm erweitert. Um eine möglichst

geringe Cortexläsion zu setzen, wurde die Saugpipette senkrecht auf die Oberfläche des Gehirns gesetzt. Nach vorsichtigem Durchstoßen des Cortex und Absenken der Pipette um etwa 5 mm wurde ein Teil des Striatums abgesaugt. Zum Einbringen der Saugpipette wurde kein Mikromanipulator verwendet. Bei drei Tieren wurde die Läsion in der linken, bei zwei Tieren in der rechten Hemisphäre gesetzt.

Selektive Striatumsläsionen

Als dritte Art von Läsionen wurde eine selektive Elektrokoagulation des Striatums vorgenommen. Dazu wurde bei 6 männlichen und 6 weiblichen adulten Hamstern 6 mm kranial des Bregma und 2 mm paramedial am linken Schädel ein 1 mm großes Loch gebohrt. Nach Freilegung des Gehirns wurde eine Elektrode von 0.4 mm Durchmesser (Insektennadel oo) 4 mm ab Dura in das Gehirn eingeführt. Mit Ausnahme von 2oo µm an der Spitze war die Elektrode vollständig von Isolierlack überzogen. Die zweite Elektrode war am abpräparierten M. temporalis links angebracht. Zum Setzen der Läsionen wurde ein Gleichstrommeßgerät verwendet, das über ein Potentiometer Ströme von o - 10 mA abgab. Für die Läsionen floß ein Strom von o.4 - 1 mA über 10 - 15 sec.

Perfusion und Histologie

Nach der Testung wurden sämtliche Hamster perfundiert und die Gehirne histologisch aufgearbeitet. Nach der Anästhesie mit 8 mg/1oo g Körpergewicht Pentobarbital i.p. wurde durch einen linksseitigen Parasternalschnitt das Herz der Tiere freigelegt. Anschließend wurde das rechte Atrium sowie die Herzspitze mit einer Schere inzidiert. Unter einem Druck von 80 - 100 mm Hg

wurden die Hamster zunächst mit etwa 1oo ml NaCl o.9 % und anschließend mit 2oo - 25o ml Formaldehyd 4 % innerhalb von 10 - 15 min perfundiert. Die herauspräparierten Gehirne wurden noch einige Tage in 4 %-igem Formaldehyd nachfixiert und auf einem Gefriermikrotom transversal in 30 µm dicke Scheiben geschnitten. Die Schnitte wurden in alkoholischer Gelatine aufgezogen. Zur Darstellung der Zellkörper wurden die Schnitte auf den Objektträgern mit Thionin nach Nissl gefärbt. Sämtliche Schnitte wurden mikroskopisch kontrolliert. Von drei normalen Hamstergehirnen wurden in gleicher Weise transversale Celloidinschnittserien angefertigt, wobei die Schnittdicke jedoch 20 µm betrug.
Von einer Normalserie wurde jeder 6. Schnitt mit einem Bausch und Comb Mikroprojektor auf Papier projiziert und gezeichnet. Im gleichen Verfahren wurden die gesetzten Läsionen gezeichnet und in eine Reproduktionsserie des gezeichneten Normalgehirns übertragen.

4. Kombinierte Cortex-Striatumläsion bei erwachsenen Tieren

An diesem Versuch nahmen 5 Tiere teil. Drei Tage nach der Operation konnten die Tiere im STA getestet werden. Dabei stiegen die drei in der linken Hemisphäre lädierten Tiere in je 15 Läufen 45 mal ab. Davon entfielen 17 Abstiege, das sind 37 % aller Abstiege nach rechts, und 28 Abstiege oder 63 % nach links (χ^2-Test: $p < 0.005$). Die beiden Tiere, die auf der rechten Seite operiert wurden, stiegen in je 15 Läufen 30 mal ab. 23 Abstiege (= 77 %) erfolgten nach rechts, 7 Tiere (= 23 %) stiegen nach links ab (χ^2-Test: $p < 0.005$).

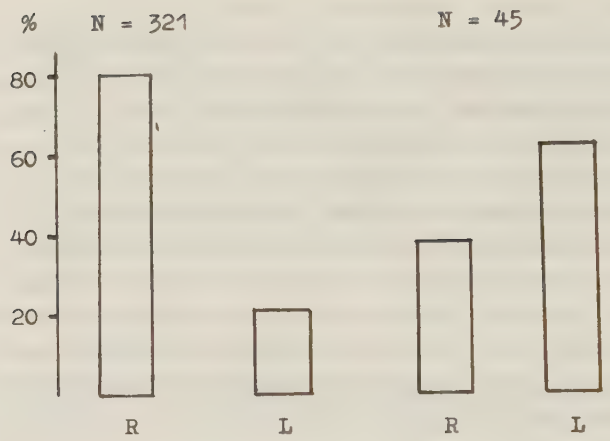

Abb.7 Lateralitätsverhalten normaler Tiere und nach Cortex-Striatumläsion (rechts) (R = rechts, L = links)

Das Verhalten der Tiere entsprach dem gesunder Hamster. Neuronale Ausfälle konnten nicht festgestellt werden. Es gab kein Tier, das nur nach einer Seite abstieg. Bei der histologischen Aufarbeitung der Gehirne zeigte sich, daß die Cortexläsion einen ca 1 mm^2 großen Defekt hinterlassen hatte. Der Cortex war zum großen Teil vollständig über dem Striatum entfernt. Das Striatum war zwar erheblich verletzt, jedoch nicht gänzlich abgesaugt worden.

Nachdem sich bei diesem Versuch ergab, daß linksseitige kombinierte Cortex-Striatum-Läsionen das Absteigeverhalten der Tiere gegenüber normalen Hamstern weitgehend umgekehrt haben, lag es nahe zu untersuchen,

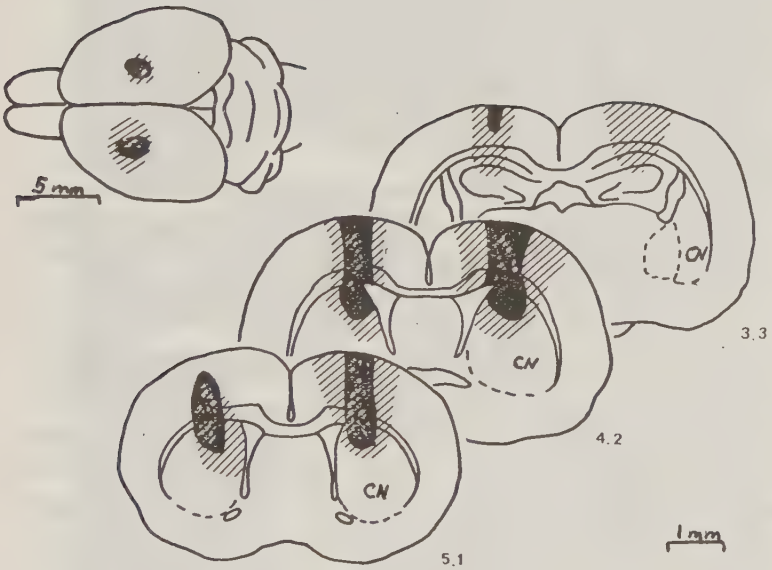

Abb.8: Schematische Rekonstruktion der kombinierten Cortex-Striatum-Läsionen (Schwarz: kleinste Läsion, schraffiert: größte Läsion, CN = Striatum. Die Zahlen geben die Lage in mm vor Bregma an)

welche der beiden geschädigten Strukturen für diese Verhaltensänderung verantwortlich ist.
Der geringfügige Rückgang der Rechtsabsteiger bei den in der rechten Hemisphäre geschädigten Tieren hat wenig Bedeutung, da bei zwei Tieren keine gesicherten statistischen Angaben zu machen sind. Andererseits zeigen aber schon diese beiden Tiere, daß rechtsseitige Läsionen kaum einen Einfluß auf das Lateralitätsverhalten haben.

5. Cortexläsion bei erwachsenen Tieren

In einem Vorversuch wurde bei einem Hamster der mittlere Teil des linken Cortexgebietes abgesaugt. Bei der Testung drei Tage nach der Operation zeigte das Tier rechtsseitige Halbseitenparesen.
Die Histologie erbrachte, daß trotz vorsichtiger Läsionstechnik auch der oberste Teil des Striatums mit abgesaugt worden war.
Nach den Schwierigkeiten mit der selektiven Cortexläsion wurden keine weiteren Experimente in dieser Richtung ausgeführt. Zunächst sollten Versuche zeigen, ob selektive Striatumläsionen ebenfalls Effekte auslösen.

6. Selektive Striatumläsionen durch Elektrokoagulation

Die Testung der Tiere erfolgte drei Tage nach dem Eingriff. Insgesamt stiegen die 12 Hamster bei je 12 Läufen 138 mal im STA ab. 28 Abstiege (= 20 %) erfolgten auf die rechte, 110 Abstiege (= 80 %) auf die linke Seite, 6 mal stiegen die Tiere nicht ab. Tiere, die nur nach rechts oder links abstiegen, wurden nicht beobachtet. Während des Versuchs zeigten alle Tiere normales Verhalten ohne Ausfälle (χ^2-Test : $p < 0.001$).
Makroskopisch waren sämtliche Gehirne unauffällig. Histologisch fanden sich bei den Tieren Koagulationsnekrosen im Bereich des linken Striatums, die jedoch nicht alle an identischer Stelle waren. Die Ausdehnung der Zerstörungen waren bis zu 400 µm lang und 50 µm breit. Im Cortexbereich konnten keine elektrolytischen Läsionen nachgewiesen werden. Lediglich bei einem Tier wurde der Cortex geringfügig an der capsula interna in Mitleidenschaft gezogen.

Abb. 10: Dunkelfelddarstellung einer Elektrokoagulationsläsion im Striatum (CN). Myelinisierte Fasern erscheinen weiß; der Pfeil zeigt auf die Läsion. (Vergrößerung ungefähr 500x)

Abb.9: Rekonstruktion der elektrolytisch gesetzten Läsionen. (CN = Striatum. Die Zahlen geben die Lage in mm vor Bregma an)

Die Läsionen dieses Versuchs veränderten das Rechts-Links-Absteigeverhalten von Hamstern noch stärker als kombinierte Cortex-Striatumläsionen. Obwohl nach den Ergebnissen der Histologie kein Anhalt für eine Cortexbeteiligung gegeben war, war ein Einfluß des Cortex auf dieses Verhalten dennoch nicht auszuschließen. Nachdem sich bei selektiven Cortexläsionen bei erwachsenen Tieren Schwierigkeiten ergeben hatten, wurde versucht, eine derartige Operation bei jungen Hamstern durchzuführen.

7. Selektive Cortexkoagulation mit Hitze

Sechs Wochen nach der Hitzekoagulation des Cortex wurden die Tiere getestet. Jeder der acht Hamster war 12 mal auf dem STA. Von den 94 Abstiegen entfielen 62 (= 66 %) auf die rechte Seite, 32 mal (= 34 %) stiegen die Tiere zur linken Seite ab. Bei zwei Läufen blieben die Tiere auf der Plattform (χ^2-Test : $p < 0.005$). Im Verhalten der Hamster traten gegenüber den Normaltieren keine Änderungen ein. Auch diese Hamster stiegen meistens an einer Seitenwand herunter. Die einzelnen Tiere zeigten insgesamt zwar eine Bevorzugung der rechten Seite, es war jedoch kein Hamster dabei, der ausschließlich nach rechts bzw. nach links abstieg. Während der Entwicklung zeigten sämtliche Tiere keine oder nur geringgradige passagere Ausfälle. So trat bei drei Tieren am 17. bzw. 18. postoperativen Tag eine leichte Parese des rechten Hinterlaufs auf. Diese Einschränkung bildete sich aber in den folgenden drei bis vier Tagen vollständig zurück. Während der Tests waren bei keinem Hamster Ausfälle zu beobachten.

Nach der Testung der Tiere wurden alle acht Gehirne histologisch aufgearbeitet. Dabei stellte sich heraus, daß durch die Hitzeeinwirkung der Cortex unterschiedlich stark in Mitleidenschaft gezogen worden war. Zeigte sich bei einem Teil der Gehirne in der rechten Hemisphäre eine Koagulationsnarbe, war bei dem anderen, kleineren Teil der Gehirne der Cortex unter der Einwirkungsstelle der Hitze fast vollständig abgebaut. Das Striatum blieb jedoch in allen Fällen unversehrt.
Zwar sank im Vergleich zu den Experimenten mit gesunden Tieren in diesem Versuch die relative Zahl der Tiere, die nach rechts abstiegen. Dagegen muß man allerdings

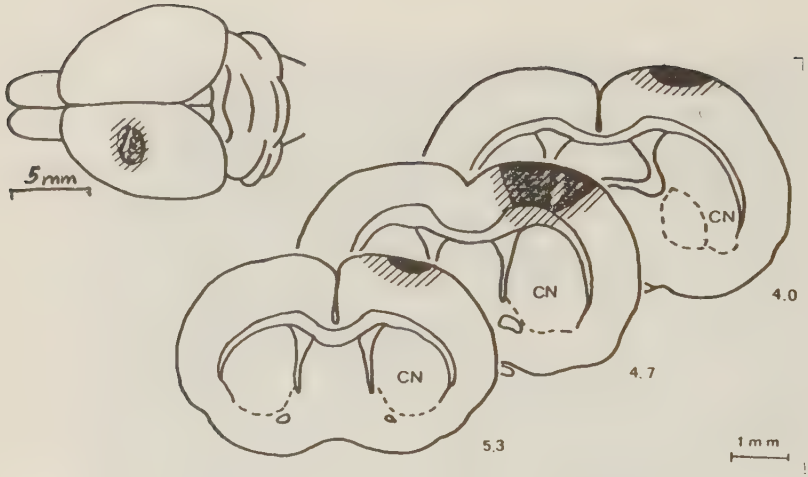

Abb.11: Rekonstruktion der Läsionen nach Hitzekoagulation. (Schwarz: kleinste Ausdehnung, schraffiert: größte Ausdehnung der Läsionen; CN = Striatum. Die Zahlen geben die Lage in mm vor Bregma an.)

die Größe des Eingriffs halten. Die Narben auf den Gehirnen waren bis zu 3 mm lang und 1.5 mm breit. Dort, wo Cortexgebiete weitgehend eingeschmolzen worden waren, konnte man sogar noch etwas größere Narben sehen. Die Abnahme der Rechtsabsteiger kann deshalb möglicherweise auf die Ausdehnung des Defekts zurückgeführt werden. Nachdem selbst diese großen Läsionen auf das Absteigverhalten der Hamster kaum einen Einfluß hatten, andererseits die Läsionen schon bei vier Tage alten Tieren vorgenommen wurden, war die Frage, ob die nichtlädierte andere Seite des Cortex die Funktionen der lädierten Seite übernommen hatte. Um nun zu überprüfen, ob Läsionen bei jungen Hamstern überhaupt Effekte auslösen oder ob die Läsionsdefekte zum Teil regenerieren oder durch die andere

Hemisphäre ersetzt werden, wurde die kombinierte Cortex-Striatum-Läsion bei Jungtieren wiederholt.

8. Kombinierte Cortex-Striatum-Läsion bei jungen Hamstern

Die Testung der Tiere erfolgte sechs Wochen nach der Operation auf dem STA.
Am Test nahmen drei männliche und zwei weibliche Hamster teil. Diese fünf Tiere stiegen bei je 15 Läufen 72 mal ab. Drei Läufe mußten nach 5 min als "nicht abgestiegen" gewertet werden.
26 mal, das sind 36 % aller Abstiege gingen die Hamster zur rechten Seite herunter, bei 46 Läufen oder 64 % stiegen die Tiere nach links ab (χ^2-Test : $p < 0.005$).
Verhaltensänderungen beim Absteigen konnten auch in diesem Versuch nicht beobachtet werden. So stiegen die Tiere ebenfalls im Schutz der Seitenwand von der Plattform. Ein Tier, das nur nach rechts oder links abstieg, war auch in diesem Versuch nicht zu finden. Ausfälle konnten während der Entwicklung der operierten Junghamster nicht beobachtet werden.
Die histologische Aufarbeitung der Gehirne zeigte bei allen Tieren, daß der das Striatum oben bedeckende Cortexanteil vollständig abgesaugt worden war, während das darunter liegende Striatum nur zum großen Teil entfernt worden war.
Die Ergebnisse dieses Versuchs bestätigen die im ersten Versuch mit adulten Tieren erhaltenen Ergebnisse. Die Frage, ob selektive Striatumläsionen bei jungen Hamstern auch dieses Verhalten hervorrufen, konnte wegen technischer Schwierigkeiten noch nicht beantwortet werden. Da diese jungen Tiere nicht in einen stereotaktischen Apparat eingespannt werden können, ist eine genau lokalisierte Läsion nur sehr schwer zu setzen.

	Experiment	Versuche	Abstiege			Verhältnis (in %)	
			nicht	links	rechts	links	rechts
Normale Tiere							
28	Erwachs. Hamster	336	15	68	253	21	79^{++}
6	jugendliche, eigene Zucht	72	3	15	54	22	78^{++}
6	jugendliche, fremde Zucht	72	3	13	56	19	81^{++}
15	erwachsene Tiere im Visual Cliff	180	29	31	120	21	79^{++}
Hirnverletzte Tiere							
2	rechter Cortex und rechtes Striatum	30	-	7	23	23	77^{+}
8	linker Cortex und linkes Striatum	120	3	74	43	63	37^{+}
12	linkes Striatum alleine	144	6	110	28	80	20^{++}
8	linker Cortex alleine	96	1	32	63	34	66^{+}

+: p 0.005
++: p 0.001

Tabelle 2: Zusammenstellung sämtlicher Versuche dieses Experiments

III. Diskussion

Die Ergebnisse dieser Experimente zeigen, daß Hamster, wenn sie sich in einer Umwelt aufhalten, die ihnen nur einen allseits gleichen Reiz bietet, bevorzugt nach rechts wenden. Es erscheint unwahrscheinlich, daß die Richtungswahl der Tiere durch Reize des Testapparates beeinflußt wurde, da sich das Verhalten der Tiere bei einer Vielzahl von Änderungen des Versuchsaufbaus nicht änderte. Selbst das Absenken einer Seitenplatte - ein bemerkenswerter Reiz - konnte die Tiere nicht davon abhalten, sich bevorzugt nach rechts zu wenden (Tabelle 2). Aus diesen Ergebnissen kann deshalb geschlossen werden, daß diese Seitenpräferenz endogen gegeben ist.

Seitenpräferenzen bei Tieren sind schon von einer Reihe von Untersuchungen bekannt. Insbesondere Glick et al.(26) untersuchten dieses Verhalten mit unterschiedlichen Methoden. So konnten diese Autoren bei Ratten, Mäusen und Wüstenspringmäusen eine individuelle Präferenz für die rechte oder linke Seite nachweisen, indem sie die Tiere in einer 2-Tor-Kammer (23), einem T-Labyrinth (25,62) oder in einem automatischen Rotameter (30) prüften. Dabei vermochten sie, wie andere Autoren auch (28), analog zu den Läsionsversuchen in diesem Experiment zu zeigen, daß bei Ratten die Seitenpräferenz durch unilaterale Läsionen des der spontanen Drehrichtung gegenüberliegenden Striatums umgekehrt werden kann. Weiter wiesen sie nach, daß die spontane Seitenpräferenz der Ratten mit einem inneren Ungleichgewicht des Dopamingehalts beider Striaten korreliert (62). Auch Substanzen, die das Überträgersystem des Dopamins stören, wie z.B. d-Amphetamin oder Apomorphine, können diese Asymmetrie verstärken und eine Rotation hervorrufen, die der Spontanrotation der Tiere entspricht (24, 25, 26, 29, 30, 62). Rotationsverhalten wurde bei

Ratten und Mäusen aber auch durch einseitige Läsionen (7, 28, 44, 50, 51), durch Reizung (2, 3, 52, 61) oder durch pharmakologische Manipulationen (1, 5o, 51, 52, 53) in der Substantia nigra und dem Striatum hervorgerufen.
Diese Befunde unterstützen die These, daß die Seitenpräferenz bei Nagern in einer bilateralen funktionellen Asymmetrie des nigro-striatalen Systems begründet ist (26, 62).
Bei Hamstern zeigte sich im beschriebenen Versuch nach elektrolytischer Läsion des linken Striatums eine weitgehende Umkehr der Seitenpräferenz. Da diese Läsionen des Striatums zwangsweise auch Bahnen zum und vom Neocortex verletzten bzw. zerstörten, kann auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß diese Verletzungen die Umkehr der Seitenpräferenz bewirkt haben. Allerdings erscheint dies nicht sehr wahrscheinlich, da selektive Läsionen des linken sensorimotorischen Cortex nur einen geringen Einfluß auf die Seitenpräferenz der Tiere hatten; auch kombinierte corticostriatale Läsionen der linken Hemisphäre zeigten keinen größeren Effekt als selektive Striatumläsionen (Tabelle 2). Demzufolge kann angenommen werden, daß allein durch die Zerstörung des Striatums die Umkehr der Seitenpräferenz hervorgerufen wurde.

Glick et al. berichteten, daß einseitige Läsionen des frontalen Cortex bei Ratten ähnliches Rotationsverhalten wie Amphetamine hervorrufen können, während bei Läsionen des posterioren Cortex ein solches Verhalten nicht auszulösen war (22). Da der Neocortex topographisch zum Neostriatum projeziert (5, 58), lassen sich die

beobachteten geringen Veränderungen der Seitenpräferenz nach Läsionen des linken Cortex mit großer Wahrscheinlichkeit auf die verminderten corticalen Impulse zum Striatum zurückführen. Demzufolge könnte das Ausmaß der Änderung der Seitenpräferenz von Hamstern mit der Größe der corticalen Läsion korrelieren.

In allen bisher getesteten Arten war das Verhältnis von rechts- zu linkshändigen Tieren etwa gleich groß (14). Ähnliche Schlüsse lassen sich aus den veröffentlichten Ergebnissen über die spontane Seitenpräferenz ableiten (23, 25, 30). Anders ist das Verhältnis von Rechts- und Linkshändern beim Menschen. Bei ihm ist bekanntlich eine starke Asymmetrie zu Gunsten der Rechtshänder ausgebildet. Doch hängt die Inzidenz der Linkshänder stark von der Rasse und der Gesellschaftsform ab. So wurden die meisten strengen Linkshänder in Jäger- und Fischergesellschaften gefunden (Eskimos 11.3 %), während die wenigsten Linkshänder in bäuerlichen Gesellschaftsformen vorkommen (Katanganesen 0.6 %). In den westlichen Gesellschaftsformen sind zwischen 5 % und 7 % der Bevölkerung Linkshänder (12).
Die Frage, ob Händigkeit genetisch determiniert wird, wurde immer wieder untersucht. Im Moment gilt es als sicher, daß Händigkeit nicht nach den einfachen mendelschen Regeln vererbt wird (8, 9, 10). Ob nun aber genetische oder Umweltfaktoren die Händigkeit bestimmen, wird derzeit noch diskutiert (14). Die in diesem Experiment verwendeten Hamster waren alle in Standardlaborkästen untergebracht. Es erscheint deshalb höchst unwahrscheinlich, daß alle Tiere durch Umwelteinflüsse eine Präferenz für die rechte Seite entwickeln sollten. Doch ist die Menge

der getesteten Tiere relativ gering. So kann es durchaus möglich sein, daß andere Stämme ein verändertes Verhältnis von rechts- zu linksseitigen Tieren aufweisen.

Doch gibt es nicht nur Berichte über cerebrale Seitigkeit bei Nagern. Bei Kanarienvögeln und Sitzfüßlern konnte nachgewiesen werden, daß der Gesang dieser Vögel nur von einer Hirnhälfte neuronal gesteuert wird (34, 35, 36). Demzufolge ist auch der N. hypoglossus, der das Stimmorgan versorgt, links erheblich stärker ausgebildet als rechts (14, 35). Eine weitere morphologische Asymmetrie fand man in Froschgehirnen. Bei der Betrachtung dieser Gehirne zeigte sich, daß die Habenulakerne, denen eine Funktion im olfaktorischen System zugeschrieben wird (59), in der linken Hemisphäre zweifach angelegt sind, während der rechte Habenulakern nur einfach vorhanden ist (25, 31, 41).

Doch wie könnte sich eine solche Asymmetrie des Gehirns entwickelt haben und was ergibt sich daraus? Die meisten Asymmetrien, die bisher bei Tieren beobachtet wurden, betreffen motorische Vorgänge. Dies spiegelt sich auch in den Begriffen wie Händigkeit, Pfotenpräferenz oder Seitenpräferenz wieder. Es liegt deshalb nahe,anzunehmen, daß die Lateralisierung des Gehirn notwendig war, den im Laufe der Evolution immer komplexer werdenden Vorgang einer zielgerichteten Bewegung aus der Konkurrenz bilateral angelegter Motorprogramme herauszunehmen und durch ein Programm, das sich spezialisieren konnte, koordinieren zu lassen (14, 35). Insbesondere für Mittellinienorgane, die differenzierte schwierige Bewegungsabläufe machen müssen, wie z.B. die Zunge oder das Stimmorgan der

Singvögel, erscheint eine Lateralisierung der Bewegungskoordination vorteilhaft. Diese Überlegung wird von der Tatsache unterstrichen, daß der linke N.hypoglossus bei Kanarienvögeln stärker ausgebildet ist als der rechte (14, 35), und dessen Durchtrennung zum Verlust des Gesangs führt, während die Durchtrennung des rechten Nervs keine oder nur geringe Veränderungen des Gesangs bewirkt (14, 34, 35).

Eine wichtige Rolle in der Kommunikation beider Hirnhemisphären übernimmt das Corpus callosum. Über seine Kommisuren werden alle Informationen von der einen Hemisphäre in die andere geleitet (48). Werden diese Callosalen Verbindungen durchtrennt, ist es z.B. einem Menschen nicht mehr möglich, einen gerade erhaltenen optischen Reiz zu erkennen bzw. sich an ihn zu erinnern, wenn er über das gegenseitige optische Halbfeld aufgenommen wurde (47). Bisher konnte aber noch nicht erforscht werden, ob und welche höheren Funktionen vom Corpus callosum noch übernommen werden (14). Fest steht jedenfalls, daß ohne callosale Verbindungen eine Spezialisierung bestimmter Hirnareale nicht möglich wäre.

Während der Evolution des Vertebratengehirns wurden konkurrierende Motorprogramme weitgehend abgebaut und deren Leistungen von speziellen assoziativen Gebieten übernommen. Dies bewirkte eine Umwandlung des zunächst symmetrischen in ein funktionell asymmetrisches Gehirn (59). Dadurch wurden Cortexgebiete, die nicht mehr zur Koordination von Motorprogrammen benötigt wurden, frei, um nun ihrerseits Programme übernehmen zu können. Damit kam es zu einer immer größeren Spezialisierung und in ihrem Gefolge zu einer vermehrten Asymmetrie des Gehirns (14).

Durch die Übernahme bestimmter Hirnleistungen durch spezialisierte Hirnareale und die Überleitung von Informationen aus allen Gebieten des Gehirns in diese Areale konnte die Kapazität des Gehirns erheblich vergrößert werden. So ermöglicht es diese Spezialisierung dem Tier, zwei oder mehrere Informationen, die dem Gehirn angeboten werden, nicht nur aufzunehmen, sondern auch zu werten.

Betrachten wir nochmals die Asymmetrie der Habenulakerne (25, 31, 41). Obwohl die genaue Funktion dieser Kerne noch nicht bekannt ist, steht fest, daß sie für das olfaktorische Verhalten der Tiere von großer Bedeutung sind. So sind sie bei Tieren, die zum Futtererwerb stark auf die Verarbeitung von olfaktorischen Reizen angewiesen sind, erheblich größer als bei Tieren, bei denen olfaktorische Reize keine große Rolle spielen (59).
Ein weiteres Beispiel für die Notwendigkeit der Wertung eingehender Informationen ist das Erinnern von Wegen, das nicht nur zum Futtererwerb sondern auch bei Gefahren zur Flucht bedeutsam ist. Das Erkennen und Verwerten solcher sensorischer Marker gestattet es dem Tier, nicht nur schneller und sicherer über den Cortex das Striatum und das Cerebellum koordinierte tonische Änderungen auszuführen, vielmehr erlaubt es ihm auch, wesentlich effektiver zu agieren.

Eine kurze Rückblende zum Problem der genetischen bzw. umweltbedingten Determination der Lateralität soll den Gedankengang beschließen.
Die in diesem Versuch gefundene ausgeprägte Lateralität der Hamster läßt diese Tiere für die Beantwortung der oben aufgeworfenen Frage besonders geeignet erscheinen; dies umso mehr, als Goldhamster wegen

ihrer sehr kurzen Tragzeit von 16 Tagen und ihrer relativ großen Würfe eine recht hohe Reproduktionsrate haben (11). Daher ist nur ein relativ kurzer Beobachtungszeitraum für genetische Versuche notwendig.

Alle Goldhamster, die auf der Welt gezüchtet werden, stammen von sechs erwachsenen und zwölf jungen Tieren ab, die 1930 gefangen wurden (33). Bedingt durch die hohe Reproduktionsrate (11) entwickelte sich im Laufe der Jahre eine große Zahl von Stämmen, die untereinander genetisch verschieden, in sich aber genetisch weitgehend identisch sind. Sollten andere Stämme eine ähnlich ausgeprägte Seitenpräferenz entwickelt haben wie der in diesem Experiment verwendete Stamm, ließen sich möglicherweise durch Kreuzungen dieser Stämme neue Erkenntnisse über den genetischen Anteil der Lateralisation gewinnen.
Aber nicht nur für stammesgenetische Versuche scheinen Hamster geeignet zu sein, auch für ontogenetische Experimente bietet sich dieses Tier an, da es neben der schnellen Entwicklung den Vorteil hat, daß bei ihm die Lateralität schon eindeutig bekannt ist.

Zusammenfassung

Im Visual-Cliff-Apparat werden syrische Goldhamster (Mesocricetus auratus) auf ihre Tiefenwahrnehmung getestet. Dabei zeigt sich, daß die Tiere häufiger zur tiefen als zur flachen Seite absteigen. Dieses Verhalten läßt sich auch durch Modifikationen des Versuchsaufbaus nicht verändern. Während der Versuche fällt auf, daß die Hamster immer wieder über die gleiche Körperseite vom Mittelbrett absteigen. Diese Beobachtung wird in einem Lateralitätsversuch auch bestätigt, in dem die Tiere zu 80 % nach rechts und zu 20 % nach links absteigen. Nachdem dieses Verhalten durch äußere Bedingungen nicht beeinflußt wird, muß gefolgert werden, daß die Lateralität endogen gesteuert wird.

In weiteren Experimenten werden syrische Goldhamster in einem Seitigkeitstestapparat auf ihre Lateralität getestet. Dabei bestätigen sich die im vorangegangenen Experiment gefundenen Ergebnisse. Durch mehrere Operationen wird versucht, die endogen gesteuerte Lateralität zu ändern. Es stellt sich heraus, daß reine Cortexläsionen der linken Hemisphäre nur eine geringfügige Veränderung des alteralen Absteigverhaltens bewirken. Wird dagegen das linke Striatum beschädigt, steigen die Tiere zu mindestens 37 % nach rechts und zu 63 % nach links ab. Durch eine selektive Elektrokoagulation des linken Striatums wird sogar eine vollständige Umkehr des Lateralitätsversuchs erreicht (20 % rechte Abstiege, 80 % linke Abstiege). Weiter zeigt sich, daß das Alter der Tiere zum Zeitpunkt der Operation für das Verhalten keine Bedeutung hat.

Der Verfasser dankt vor allem Herrn Professor Pöppel für die Überlassung des hier bearbeiteten Themas. Weiter gilt sein Dank Herrn Dr. Wolfgang Fries für seine kritische Stellungnahme und Fräulein Inge Brügelmann und Fräulein Karin Haupt für die Mithilfe bei der histologischen Aufarbeitung der Gehirne und deren Zeichnung. Besonders zu Dank verpflichtet ist der Verfasser Herrn Dr. Hans Distel, der durch seine konstruktive Kritik die vorliegende Arbeit wesentlich förderte.

LITERATURVERZEICHNIS

1. ANDÉN N.E., DAHLSTROM A., FUXE K., LARSSON K.: Functional role of the nigro-neostriatal dopamine neurons, Acta. Pharmacol. Toxicol 24, 263-274, 1966

2. ARBUTHNOTT G.W., CROW T.J.: Relation of contraversive turning to unilateral release of dopamine from the nigro-striatal pathway in rats, Exp. Neurol. 30, 484-491, 1971

3. ARBUTHNOTT G.W., UNGERSTEDT U.: Locomotor behavior after electrical stimulation of dopamine containing neurones, Acta physiol. scand. Suppl. 33o, 117, 1969

4. ASCHOFF J., FIGALA J., PÖPPEL E.: Circadian rhathmus of locomotor activity in the golden hamster (Mesocricetus auratus) measured with two different techniques, J. Comp. Physiol. Psychol. 85, 20-28, 1973

5. CARMAN J.B., COWMAN W.M., POWELL T.P.S.: The organization of cortico-striate connexions in the rabbit, Brain 86, 525-562, 1963

6. COLE J.: Laterality in the use of the hand, foot, and eye in monkeys, J. Comp. Physiol. Psychol. 50, 296-299, 1957

7. CROW T.J.: The relationship between lesion site, dopamine neurons and turning behavior in the rat, Exp. Neurol. 32, 347-355, 1971

8. COLLINS R.L.: On the inheritance of handedness: laterality in inbred mice, J. Heredity 59, 9-12, 1968

9. COLLINS R.L.: On the inheritance of handedness II: selection for sinistrality in mice, J. Heredity 60, 117-119, 1969

10. COLLINS R.L.: Toward an admissible genetic model for the inheritance of degree and direction of asymmetry. In: Lateralization in the nervous system. Harnad S. et al. (Eds), pp.137-150, Acad.Press N.Y.1976

11. DALY M.: Behavioral development in three hamster species, Develop. Psychobiol. 9, 315-323, 1976

12. DAWSON J.L.M.: An anthropological perspective on the evolution and lateralization of the brain.
In: Evolution and lateralization of the brain, Diamond S.D., Blizard D.A.(Eds), N.Y. Acad.Sci. 299, 424-447, 1977

13. DENENBERG V.C., GARBANATI J., YUTZEY D.A., KAPLAN R.: Infantil stimulation induces brain lateralization in rats, Science, 2o1, 1150-1152, 1978

14. DIAMOND S.J.: Evolution and lateralization of the brain: concluding remarks.
In: Evolution and lateralization of the brain, Diamond S.D., Blizard D.A. (Eds), N.Y. Acad. Sci., 299, 477-501, 1977

15. DIETERLEN F.: Das Verhalten des syrischen Goldhamsters (Mesocricetus auratus Waterhouse), Z.Tierpsychol.16, 47-1o3, 1959

16. DILL L.M.: "Handedness" in the Pacific tree frog (Hyla regilla), Can. J. Zool., 55, 1926-1929, 1977

17. DAVIDSON P.W., WILSONT T.: Some effects of texture density on visual cliff behavior of domestic chick, J.Comp. Physiol. Psychol., 84, 522-526, 1973

18. ECCLES J.C.: Evolution of the brain in relation to the development of the self-conscious mind.
In: Evolution and lateralization of the brain, Diamond S.D., Blizard D.A., (Eds) N.Y. Acad. Sci., 299, 161-179, 1977

19. EIBL-EIBESFELDT J.: Zur Ethologie des Hamsters (Cricetus cricetus), Z. Tierpsychol. 10, 2o4-254, 1953

20. GIBSON E.J., TIGHE T.J., WALK R.D.: Behavior of light and dark reared rats on a visual cliff, Science 126, 80-81, 1957

21. GIBSON E.J., WALK R.D.: The visual cliff, Scientific American 4, April 1960

22. GLICK S.D., GREENSTEIN S.: Possible modulating influence of frontal cortex on nigrostriate function, Brit.J. Pharmacol. 49, 316-321, 1973

23. GLICK S.D., JERUSSI T.P.: Spatial and paw preference in rats: their relationship to rate-dependent effects of d-amphetamine, J.Pharm.Exp.Ther. 188, 714-725, 1974

24. GLICK S.D., JERUSSI T.P., WATERS D.H., GREEN J.P.: Amphetamine induced changes in striatal dopamine and acetylcholine and relationship to rotation (circling behavior) in rats, Biochem.Pharmacol. 23, 3223-3225, 1974

25. GLICK S.D., ZIMMERBERG B., GREENSTEIN S.: Individual differences among mice in normal and amphetamine-enhanced locomotor activity: Relationship to behavioral indices of striatal asymmetry, Brain Res. 1o5, 362-364, 1976

26. GLICK S.D., ZIMMERBERG B., JERUSSI T.P.: Adaptive significance of laterality in the rodent.
In: Evolution and lateralization of the brain, Diamond S.D. Blizard D.A.(Eds), N.Y. Acad. Sci 299, 180-185, 1977

27. HAMILTON C.R.: An assesment of hemispheric specialization in monkeys.
In: Evolution and lateralization of the brain, Diamond S.D., Blizard D.A. (Eds), N.Y. Acad. Sci. 299, 222-232, 1977

28. v. HARTESVELDT C., LINDQUIST D.: Behavioral effects of unilateral basal gangliar lesions in neonatal rats, Develop. Psychobiol. 11, 151-16o, 1978

29. JERUSSI T.P., GLICK S.D.: Apomorphine-induced rotation in normal rats and interaction with unilateral caudate lesions, Psychopharmacol. 40, 329-334, 1975

30. JERUSSI T.P., GLICK S.D.: Spontaneous and drug-induced rotation (circling behavior) in the mongolian gerbil (Meriones unguiculatus), Behav. Biol. 16, 241-244, 1976

31. MORGAN M.J., O'DONNELL J.M., OLIVER R.F.: Development of left-right asymmetry in the habenular nuclei of Rana temporaria, J. Comp. Neurol. 149, 203-214, 1973

32. MURPHY M.R.: Olfaction and territorial behavior of the caged golden hamster, presented at E.P.A., N.Y.1971

33. MURPHY M.R.: Natural history of the syrian golden hamster - a reconnaissance expedition, presented at the December meeting of Am. Zool. Society and Anim. Behav. Soviety in Philadelphia, 1971

34. NOTTEBOHM R.: Neural lateralization of vocal control in a passerine bird, J. Song J. Exp. Zool. 177, 229-262, 1971

35. NOTTEBOHM F.: Asymmetries in neural control of vocalization in the canary.
In: Lateralization in the nervous system, S.Harnad et al. (Eds), Academic Press, New York, N.Y. 1977

36. NOTTEBOHM F., STOKES T.M., LEONHARD C.M.: Central control of song in the canary, serinus canaria, Neurosci, Abstr. 1, 556, (Abstr. 864), 1975

37. OPPENHEIMER J.M.: Studies of brain asymmetry: Historical perspective.
In: Evolution and lateralization of the brain, Diamond S.D., Blizard D.A. (Eds), N.Y.Acad.Sci. 299, 4-17 1977

38. PETERSON G.M.: A preliminary report on right and left handedness in the rat, J. Comp. Psychol. 12, 243-250, 1931

39. PETERSON G.M.: Mechanism of handedness in the rat, Comp. Psychol. Monogr. 9, No 46, 1934

40. ROUTTENBERG A., GLICKMAN S.E.: Visual cliff behavior in undomesticated rodents, land and aquatic turtles and cats (Panthera), J. Comp. Physiol. Psychol. 58, 143-146, 1964

41. SARNAT H.B., NETSKY M.G.: Evolution of the nervous system, Oxford University Press, N.Y.1974

42. SCHIFFMAN H.R.: Depth perception of the syrian hamster as a function of age and photic condition of rearing, J. Comp. Physiol. Psychol. 76, 491-495, 1971

43. SCHNEIDER G.E.: Early lesions of the superior colliculus: Factors affecting the formation of abnormal retinal projections, Brain, Behav. Evol. 8, 73-109, 1973

44. SCHWARTZ W.J., GUNN R.H., SHARP F.R., EVARTS E.V.: Unilateral electrolytic lesions of the substantia nigra cause contralateral circling in rats, Brain Res. 105, 358-361, 1976

45. SHINKMAN P.G.: Visual depth discrimination in day-old chicks, J. Comp. Physiol. Psychol. 56, 410-414, 1963

46. SMITH O.A., BODEMER C.N.: A stereotaxic atlas of the brain of the golden hamster (Mesocricetus auratus), Comp. Neurol. 120, 55-63, 1963

47. SPERRY R.W.: Lateral specialization in the surgically separated hemispheres.
In: The Neurosciences. Third study program, Schmitt F.O., Worden F.G. (Eds), pp 5-19, M.I.T. Press, Cambridge (Mass), 1974

48. STAMM J.S., SPERRY R.W.: Function of corpus callosum in contralateral transfer of somesthetic discrimination in cats, J. Comp. Physiol. Psychol. 50, 138-143, 1957

49. TSAI L.S., MAURER S.: "Right-handedness" in white rats, Science 72, 436-438, 1930

50. UNGERSTEDT U.: Striatal dopamine release after amphetamine or nerve degeneration revealed by rotational behavior, Acta physiol. scand. Suppl. 367, 49-68, 1971

51. UNGERSTEDT U., ARBUTHNOTT G.W.: Quantitative recording of rotational behavior in rats after 6-hydroxydopamine lesions in the nigrostriatal dopamine system, Brain Res. 24, 485-493, 1970

52. UNGERSTEDT U., BUTCHER L.L., BUTCHER S.G., ANDÉN N.E., FUXE K.: Direct chemical stimulation of dopaminergic mechanisms in the neostriatum of the rat, Brain Res.14, 461-471, 1969 .

53. von VOIGTLANDER P.F., MOORE K.E.: Turning behavior of mice with unilateral 6-hydroxydopamine lesions in the striatum: Effects of apomorphine, L-Dopa, amantadine, and other psychomotor stimulants, Neuropharmacol.12, 451-462, 1973

54. WALK R.D.: Visual depth preference of the domestic duckling, J. Comp. Physiol. Psychol. 78, 14-21, 1972

55. WALK R.D., GIBSON E.J.: A comparative and analytical study of visual depth perception, Psychol. Monogr. 75, No 15,1961

56. WALK R.D., WALTERS C.P.: Effects of visual deprivation on depth discrimination of hooded rats, J. Comp. Physiol. Psychol. 85, 559-563, 1973

57. WALTERS C.P., WALK R.D.: Visual placing by human infants, J. Exp. Child. Psychol. 18, 34-40, 1974

58. WEBSTER K.E.: Cortico-striatal interrelations in the albino rat, J. Anat. (Lond.) 95, 532-547, 1961

59. WEBSTER W.G.: Territoriality and the evolution of brain asymmetry.
In: Evolution and lateralization of the brain, Diamond S.D., Blizard D.A. (Eds), N.Y. Acad. Sci. 299, 213-221, 1977

60. YOSHIOKA J.G.: Handedness in rats, J. Genet. Psychol. 38, 471-474, 1930

61. ZIMMERBERG B., GLICK S.D.: Changes in side preferences during unilateral stimulation of the caudate nucleus in rats, Brain Res. 86, 335-338, 1975

62. ZIMMERBERG B., GLICK S.D., JERUSSI T.P.: Neurochemical correlate of a spatial preference in rats, Science 185, 623-625, 1974

Lebenslauf

Am 21. Oktober 1953 wurde ich in Münchsmünster, Kreis Pfaffenhofen/Ilm, als Sohn der Eheleute Dr. Hans und Irmtraud Giehrl geboren. Von 1960 - 1964 besuchte ich die Grundschule in Münchsmünster, von 1964 - 1973 Gymnasien in Regensburg, Ingolstadt und Freising, wo ich 1973 das Abitur bestand. 1973 - 1975 studierte ich Geschichte, Physik und Jura an den Universitäten Regensburg und München. 1975 begann ich das Studium der Medizin an der Universität München, wo ich 1976 das Physikum, 1977 und 1979 den ersten und zweiten Teil der ärztlichen Prüfung ablegte.